Caractères dentaires juvéniles chez des Rynchocéphales jurassiques, Thjeretairus *et* Leptosaurus.

Par Robert Hoffstetter.

Au cours de la vie embryonnaire et juvénile, la dentition des Rhynchocéphales subit d'importants changements, qui n'ont pas été pris en considération par les paléontologistes. Il en est résulté quelques erreurs, qui ont conduit à la création d'espèces et de genres dont les caractères « diagnosiques » sont en réalité des traits juvéniles. Il est donc utile de rappeler les données acquises sur *Sphenodon* pour en tirer quelques enseignements en Paléontologie. L'interprétation des faits nécessite en outre la connaissance de la théorie de Bolk sur la distichodontie des Reptiles.

L'idée fondamentale de Bolk (1912), critiquée par Adloff, mais corrigée et défendue par Woerdeman (1919-21), est que la dentition des Reptiles est double, même lorsque les dents sont apparemment disposées en une seule file. Pour la qualifier, les auteurs utilisent le terme « distichisch », que l'on peut traduire distique, ou mieux distichodonte. Dans cette conception, la dentition, sur un os déterminé, comprend 2 files parallèles (2 odontostichos), l'une un peu plus labiale (exostichos), l'autre un peu plus linguale (endostichos) ; leurs éléments respectifs sont décalés longitudinalement, de sorte qu'une dent d'un odontostichos se trouve en face d'un intervalle de l'autre. Dans chaque file, les dents se forment d'abord en avant, puis la série progresse vers l'arrière. Des dents de remplacement interviennent ; leur développement s'effectue d'avant en arrière pour chaque file ; mais, dans un espace donné, le remplacement intéresse successivement l'un ou l'autre des deux odontostichos.

La distichodontie est évidente chez un jeune *Sphenodon*, où les 2 odontostichos sont formés par des dents de tailles différentes, grosses dans une file et petites dans l'autre ; mais les deux séries, bien décalées transversalement, sont si proches qu'on pourrait croire à une seule file d'éléments alternativement gross et petits. Chez beaucoup de Reptiles, les dents des 2 odontostichos sont sensiblement de même taille, et les éléments de l'un se logent dans les intervalles de l'autre, simulant une série unique ; cependant, la distichodontie originelle est décelable par l'alternance du remplacement des dents : dans un espace et à un moment donnés, ce sont par exemple les dents d'ordre impair qui sont fonctionnelles, tandis que les dents d'ordre pair sont en cours de remplacement ;

mais la régularité du phénomène n'est pas sensible sur toute la longueur de la série.

A. — Sphenodon punctatus Gray 1831. Faune actuelle de la Nouvelle-Zélande. Le développement et la succession des dents de *Sphenodon* sont connus grâce aux travaux de Howes et Swinnerton (1901) et surtout de Harrison (1901, 1902) ; Woerdeman (1921), suivi par Wettstein (1931), en a corrigé l'interprétation. Il subsiste quelques contradictions et imprécisions dans la connaissance détaillée des faits, mais les lignes générales sont assez bien établies.

Chez l'adulte, les os dentigères sont les prémaxillaires, maxillaires, palatins, dentaires, et éventuellement prévomers. Plusieurs dentitions se succèdent (polyphyodontie, classique chez les Reptiles). Mais ici, on note un gros retard dans l'apparition de certains éléments, de sorte que diverses phases se chevauchent dans le temps. On peut cependant reconnaître 3 termes dans la succession : 1° une dentition embryonnaire (plusieurs selon Woerdeman), qui subit une résorption sans avoir été fonctionnelle ; 2° une dentition fonctionnelle fondamentale, double en avant et simple en arrière, qui apparaît durant la dernière phase de l'incubation et poursuit son développement jusqu'à l'âge subadulte ; et 3° des dents de remplacement, limitées à la partie antérieure des séries, et qui se mettent en place durant l'adolescence.

1° *Dentitions embryonnaires abortives* (I de Harrison). La vie embryonnaire de *Sphenodon* dure 13 mois. Dès le 3e mois de l'incubation, apparaissent des germes dentaires, formés immédiatement sous l'épiderme. Selon Harrison (1902), on en compte, de chaque côté, 9 à la mâchoire supérieure, 1 au palatin et 8 à la mandibule. Woerdeman y reconnaît déjà une disposition distichodonte, les éléments d'ordre pair étant plus précoces et plus externes que les impairs (fig. 1 *a*). Ces organes n'acquièrent pas de rapports avec les pièces osseuses ; ils se résorbent avant l'éclosion. Harrison (1902) y voit le souvenir d'un état ancestral où l'éclosion aurait eu lieu après 4 mois d'incubation, et cette vue semble confirmée par l'acquisition, déjà réalisée à ce stade, de la « dent de l'œuf » (ou plus exactement, dans ce cas, d'une « callosité de l'œuf » = Eischwiele), et d'une livrée particulière qui devait être celle du jeune, mais qui se modifiera chez l'animal actuel, avant son éclosion « retardée ». Cette hypothèse, intéressante du point de vue paléontologique, suppose l'existence de Rhynchocéphales fossiles dont les jeunes seraient munis de cette première dentition à l'état fonctionnel. Elle a cependant beaucoup perdu de sa force, depuis que divers auteurs ont mis en évidence la présence de dentitions abortives chez tous les Reptiles actuels, sauf les Tortues. Pour Woerdeman, il s'agirait

de rudiments de dents formées superficiellement par la muqueuse ; ces dents auraient été fonctionnelles chez les ancêtres des Reptiles, mais il faut sans doute entendre que ce stade correspond à un état pré-reptilien. Notons enfin que, selon WOERDEMAN, au moins 2 séries de dents abortives dégénèreraient avant l'éclosion.

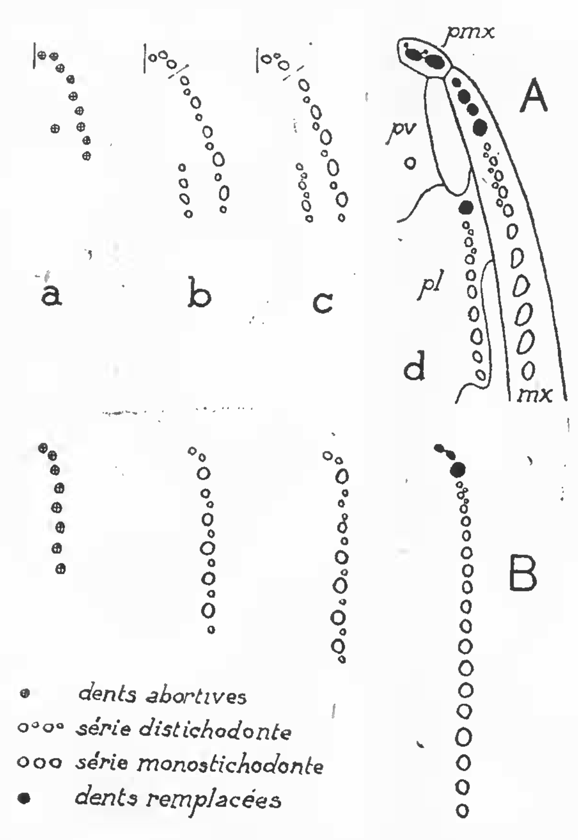


FIG. 1. — Schéma des dentitions successives supérieures (*A*) et inférieures (*B*) de *Sphenodon*. — *a* : 4e mois d'incubation. — *b* : à la fin de l'incubation. — *c* : peu après l'éclosion. — *d* : adulte.

2o *Dentitions fonctionnelles fondamentales* (II et III de HARRISON). Pendant que dégénèrent les dents abortives, la crête dentaire operculisée forme des dents qui vont s'insérer sur les os et constituer la première série fonctionnelle, avec une éruption déjà avancée au moment de l'éclosion. Il s'agit d'une dentition distichodonte, dont les 2 odontostichos se distinguent par la taille de leurs éléments et aussi par leur insertion. Sur le maxillaire, la position des petites

dents est plus interne (linguale) que celle des grosses. La disposition inverse s'observe sur le palatin d'après WOERDEMAN. Pour les autres os, je ne puis suivre la généralisation de cet auteur, qui leur attribue la même disposition qu'au maxillaire. En fait, sur le prémaxillaire, la dent moyenne est une petite dent ; elle apparaît plus tôt et en position plus labiale que les deux autres (HOWES et SWINNERTON 1901, HARRISON 1901). Pour la mandibule, les pièces adultes montrent les petites dents un peu plus externes que les autres (observations personnelles). Les deux odontostichos de cette dentition apparaissent presque simultanément : selon HARRISON, les petites dents sont plus précoces et forment la dentition II ; les grandes, plus tardives, forment la dentition III ; au contraire, WOERDEMAN considère cette dernière comme la plus ancienne, en s'appuyant il est vrai sur des arguments théoriques.

Vers la fin de l'incubation, la dentition correspondrait à la formule de la fig. 1 *b*, établie d'après les indications de HARRISON. Mais cette double série s'accroît rapidement et atteint au total, peu après l'éclosion (fig. 1 *c*), 3 dents sur le prémaxillaire, 10 sur le maxillaire, 6 sur le palatin et 16 sur le dentaire. Jusqu'à l'âge subadulte, ces séries continuent à s'accroître vers l'arrière sur les 3 derniers éléments osseux. C'est la série de grosses dents qui est responsable de cet allongement. Au contraire, l'accroissement des files de petites dents, dont les éléments apparaissent dans les intervalles des grosses dents, est plus discret : nul dans la mandibule, très restreint sur le palatin et plus marqué sur le maxillaire. Il en résulte que, à l'arrière des trois os, subsiste une série sensiblement uniforme de grosses dents (série monostichodonte). Enfin, c'est aussi durant la période juvénile que le prévomer acquiert, chez certains individus, 1 ou 2 dents, dont l'homologie avec les précédentes est difficile à établir.

3° *Chute et remplacement des dents* (dentitions IV et V de HARRISON). Pendant que la série fondamentale se développe vers l'arrière, on observe en avant l'usure, la chute et le remplacement de certains éléments. Selon HARRISON, une série de remplacement (dentition IV) affecte les dents 2 et 3 du prémaxillaire, la « canine » et les « incisives » de la mandibule, la 1re dent palatine et les 4 dents antérieures du maxillaire. Une seconde série (V de HARRISON) n'intéresse plus que le prémaxillaire et les 2 premières dents du maxillaire.

Quelques points obscurs subsistent. Les avis sont partagés sur le nombre des composants de l'incisive complexe portée par le prémaxillaire adulte. On y observe au moins 2 éléments, longtemps séparés par une profonde encoche. Mais le premier porte deux cuspides latérales, d'origine secondaire pour HARRISON, tandis que WOERDEMAN les considère comme deux dents indépendante.s

Par ailleurs, on ne peut passer de l'état *c* à l'état *d* de la figure 1

sans admettre que certaines dents antérieures des sérics distichodontes tombent sans être remplacées, notamment dans la région mandibulaire qui suit la canine.

Les faits rapportés ci-dessus (compliqués par le chevauchement chronologique déjà signalé) indiquent que les dentitions de remplacement sont en voie de réductiou chez *Sphenodon* (cas général chez les Reptiles acrodontes) ; elles ont pu affecter, chez des formes fossiles, une partie plus longue des séries dentaires.

Les diverses dents fonctionnelles se soudent à l'os par la base de leur couronne, et acquièrent ainsi un caractère acrodonte. Certains éléments voisins (série distichodonte de la mandibule d'après Harrison) présentent une véritable concrescence, c'est-à-dire une réunion de leurs couronnes. D'autres (prémaxillaire) sont réunies en une seule pièce par une formation osseuse. Enfin, une grande surface des os dentigères est mise à nu par le retrait de l'épithélium, et se protège par une couche osseuse compacte, qui perd finalement ses ostéoblastes et acquiert l'aspect de l'émail.

Les grands traits de cette dentition définitive sont schématisés dans la figure 1 *d*, établie d'après un adulte encore jeune, où l'usure, peu intense, a respecté les divers éléments de la dentition. L'examen d'animaux plus âgés montre que le palatin et le maxillaire peuvent acquérir encore chacun une petite dent intermédiaire, mais cette acquisition s'accompagne de la disparition par usurc de certains éléments plus antérieurs.

B. — Theretairus antiquus Simpson 1926. Jurassique supérieur du Wyoming. La présence d'un Rhynchocéphale terrestre, et plus précisément d'un Sphénodontidé, dans le Jurassique supérieur nord-américain, a été établie par Gilmore (1909), qui a créé pour lui le nom de *Opisthias rarus*. Le type est un dentaire subadulte, très proche de *Sphenodon*, trouvé dans la formation Morrison. En 1926, Simpson signale, du même gisement, 8 mandibules et 2 maxillaires incomplets, dont l'un indique une taille comparable à celle de *S. punctatus*.

Dans la même récolte, Simpson sépare un dentaire plus petit, muni d'une dentition différente, sous le nom de *Theretairus antiquus*. Or, d'après les observations précédentes, ce dentaire appartient à un jeune animal. En arrière de la canine, une longue série distichodonte comprend 6 grandes dents séparées par 5 petites. Plus en arrière, la série de grosses dents se prolonge par 2 éléments et un 3e en cours d'éruption. C'est approximativement l'état de la dentition mandibulaire d'un jeune *Sphenodon* de 17-18 cm. de long. La canine, par sa puissance, indique qu'elle vient d'être remplacée. Il en est apparemment de même de la 2e incisive. On ne peut rien dire de la 1re, qui n'est pas conservée.

Theretairus antiquus est donc un jeune Sphénodontidé. Le fait qu'il ait été trouvé dans le même gisement que *Opisthias rarus* conduit à le rattacher à cette espèce, dont il ne diffère que par ses traits juvéniles. Il y a donc lieu de faire tomber en synonymie les noms, générique et spécifique, proposés par Simpson.

Mais il convient de souligner l'intérêt du reste fossile décrit par cet auteur. Il renforce l'interprétation donnée à la forme nord-américaine, en révélant des caractères dentaires juvéniles très proches de ceux de *Sphenodon*. De ce fait, *Opisthias* (= *Theretairus*) apparaît comme le plus proche parent connu de la forme actuelle. Les différences sont minimes : la 1re incisive, probablement remplacée tardivement, reste isolée au lieu de se souder en une crête avec la seconde ; il semble au contraire que la canine soit remplacée

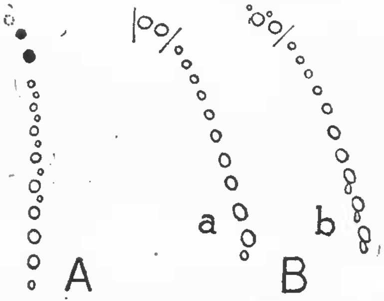


Fig. 2. — Schéma de dentitions juvéniles chez des Rhynchocéphales jurassiques. — *A* : Dentition inférieure de *Theretairus*, d'après la fig. de Simpson. — *B* : Dentition supérieure de *Leptosaurus*. — *a*) d'après la fig. de Goldfuss. — *b*) d'après la fig. de Meyer.

très tôt et qu'elle s'use rapidement, de sorte qu'elle n'apparaît plus chez l'adulte. Il est cependant probable que la connaissance plus complète du crâne révèlerait d'autres différences, qu'on peut attendre d'après la position stratigraphique du fossile.

C. — Leptosaurus neptunius (Goldfuss 1831). Jurassique supérieur de Franconie. Un petit Reptile fossile de Monheim a été décrit et figuré par Goldfuss (1831, p. 115-117, pl. XI, fig. 2 A-B), sous le nom de *Lacerta neptunia*. Fitzinger (1837, p. 185) a créé pour lui le genre *Leptosaurus*. En 1847, Meyer rattache l'espèce à son genre *Homoeosaurus*, et il en donne (1860, p. 105-106, pl. XII, fig. 3 et pl. XVI, fig. 1-4) une nouvelle description, sous le nom de *Homoeosaurus neptunius*. C'est sous ce nom que le citent la plupart des auteurs. Cependant, dès 1885, Ammon l'interprète comme un jeune *Homoeosaurus Maximiliani* Meyer, et semble suivi par Broili (1925). Enfin Huene, (1952, p. 196) exprime une opinion différente sous la forme suivante : « *Homoeosaurus* » *neptunius* gehört

sicher nicht zu *Homoeosaurus*, wenn die Praemaxilla lange Zähne enthält, vielleicht ist er auch kein Rhynchocephale.

Le type n'est connu que par les descriptions de Goldfuss et de Meyer. Le fossile est de petite taille et correspond à un jeune (état de l'ossification du carpe, du tarse, des ceintures et des épiphyses). Dans l'ensemble, ses caractères concordent avec ceux d'*Homoeosaurus*, dont il diffère essentiellement par sa dentition.

En avant du crâne, 4 dents coniques assez grosses appartiennent à la mâchoire supérieure d'après Goldfuss et aussi Wagner (1852, p. 681), alors que Meyer les attribue à la mandibule. D'après les figures, il s'agit de dents prémaxillaires, comme les a interprétées Huene (1952, p. 193). Meyer signale en outre, entre ces grosses dents, des dents minuscules, visibles sur sa figure 1, pl. XVI, et situées en position plus externe (fig. 2 *Bb*). L'une d'elles occupe une position médiane et paraît impaire. Les deux prémaxillaires de *Leptosaurus* porteraient donc 7 dents au total, 4 grosses et 3 petites. La seule différence avec un jeune *Sphenodon* serait la présence d'une petite dent impaire, laquelle est connue chez de nombreux Reptiles et pourrait avoir été perdue par *Sphenodon*. On doit en conclure que la dentition prémaxillaire de *Leptosaurus*, loin de l'écarter des Rhynchocéphales comme l'a cru Huene, concorde avec la dentition juvénile de ces derniers, de la même façon que concorde la dentition définitive prémaxillaire des *Homoeosaurus* (Broili 1925, p. 85 et pl. II, fig. 1) avec celle de *Sphenodon* adulte.

Les dents du maxillaire, acrodontes, forment une série croissante vers l'arrière. Les plus antérieures, très fines, n'auraient pas toutes été dégagées de la gangue (Meyer 1860). Les 3 pièces postérieures sont munies, selon Meyer, d'un talon postéro-interne. On remarquera que cette série maxillaire s'accorde avec celle d'un jeune *Sphenodon* si l'on supppose 1° que les talons postéro-internes sont en réalité de petites dents indépendantes (ce qui apparaît dans la fig. 2 *B* de Goldfuss en ce qui concerne la dernière : voir notre fig. 2 *Ba*), et 2° que les petites dents de la partie antérieure sont encore engagées dans la gangue. Il n'est cependant pas impossible que la dentition juvénile du fossile ait présenté quelques différences avec le genre actuel, en particulier une concrescence entre chaque grosse dent et la petite qui l'accompagne, sans qu'on puisse trouver là un argument décisif pour écarter des Rhyncocéphales la forme jurassique.

En résumé, rien ne s'oppose à considérer *L. neptunius* comme un jeune Rhynchocéphale, dont le maxillaire ne porte que la série distichodonte et dont les dents prémaxillaires sont encore séparées.

Le niveau et le gisement du fossile, comme aussi l'ensemble de ses caractères étudiables, conduisent à le rapprocher du genre *Homoeosaurus*. La longueur relative de ses membres empêche de l'attribuer aux espèces d'*Homoeosaurus* à pattes courtes (*pulchellus* Zittel,

brevipes Zittel non Meyer, *digitatellus* Grier) qui ont été décrites dans le calcaire lithographique de Franconie. Il faut également écarter « *Homoeosaurus* » *macrodactylus* Wagner dont la dentition est toute différente et qui (je suis sur ce point parfaitement d'accord avec F. von Huene) n'est pas un Rhynchocéphale. Il s'ensuit que *Leptosaurus neptunius* doit être un jeune *Homoeosaurus Maximiliani*, comme l'avait supposé Ammon.

La reconnaissance formelle de cette double synonymie, générique et spécifique, conduirait à attribuer la priorité à *Leptosaurus* Fitzinger 1837 sur *Homoeosaurus* Meyer 1847, et à *neptunius* Goldfuss 1831 sur *Maximiliani* Meyer 1847. Cependant l'identité admise ici, pour infiniment probable qu'elle soit, n'est pas rigoureusement démontrée. D'autre part, il y a intérêt à conserver de préférence — au moins en Paléontologie — les noms basés sur des types adultes ou subadultes, qui permettent l'établissement d'une diagnose valable. En conséquence, je préfère conserver le nom classique, *Homoeosaurus Maximiliani* Meyer, pour désigner le fossile de Franconie, en soulignant que, selon toute probabilité, le nom de *Leptosaurus neptunius* (Goldfuss) désigne la même forme à l'état juvénile.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

TRAVAUX CITÉS

Ammon (L. von), 1885. — *Abh. k. bayer. Akad. Wiss.*, 2. Kl., **15**, p. 499.

Bolk (L.), 1912. — *Verh. Anat. Ges.* (Suppl. *Anat. Anz.*), **1912**, p. 58.

Broili (F.), 1925. — *Sitz. bay. Ak. Wiss.*, m.-nat. Abt., **1925**, p. 81.

Fitzinger (L. J.), 1839. — *Ann. wien. Mus. Nat.* **2**, p. 171.

Gilmore (C. W.). — *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **37**, nº 1698, p. 35.

Goldfuss (A.), 1831. — *Nova Acta Acad. Caes. Leop.* **15**, I, p. 61.

Harrison (H. S.), 1901. — *Quart. Journ. Micr. Sc.* (n. s.), **44**, p. 161.

— 1902. — *Anat. Anz.*, **20**, p. 145.

Howes (G. B.) et Swinnerton (H. H.), 1901. — *Tr. Zool. Soc.* **16**, 1.

Huene (H. von), 1952. — *Palaeontogr.* (Abt. A), **101**, p. 167.

Meyer (H. vov), 1860. — Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura... Frankfurt a. M.

Simpson (G. G.), 1926. — *Amer. Journ. Sc.* (5), **12**, p. 12.

Wagner (A.), 1852. — *Abh. bay. Ak. Wiss.*, m.-ph. Kl., **6**, 3, p. 661.

Wettstein (O von), 1931-37. — Rhynchocephalia *In* Kükenthal : Handbuch der Zoologie, 7. Bd., 1. H., 1. 2. 3. Lief., Berlin et Leipzig.

Woerdeman (M. W.), 1919-21. — *Arch. mikr. Anat.*, Abt. I, **92**, p. 104 ; **95**, p. 265.